植物分类学报 22 (6): 431—444 (1984)
Acta Phytotaxonomica Sinica

蔷薇科植物的起源和进化

俞德浚
(中国科学院植物研究所，北京)

关键词 蔷薇科;起源;演化

从达尔文发表了他的划时代的生物进化学说以后，各国植物学者都在开始修订植物分类系统，以适合生物系统进化这一基本原理。植物分类逐步从人为的分类方法走上自然分类的途径，进化论说明了地球上形形色色的生物种类都是历史的产物，具有或近或远的亲缘关系，起源于共同的原始祖型，是同一祖型的后裔，这就给分类学指出了明确目的和方向。但近百年来关于被子植物的起源和各科的亲缘关系，各国学者意见尚不一致，距离全面而系统的解决还很辽远。本文试图就我国现有资料，初步探讨一下蔷薇科植物的进化系统。

蔷薇科广泛分布在北半球温带到亚热带，南半球为数很少。全世界共有 126 属，3200 种以上。在这 126 属中半数以上分布在亚洲，在亚洲的种类中百分之八十以上均见于我国。我国共有 54 属，其中分布在北半球温带及旧大陆温带者有 22 属，东亚和北美间断分布者有 7 属，全世界分布者有 4 属，亚洲温带和亚洲热带分布者各有 4 属，中日共有和中国喜马拉雅分布者各有 4 属，中亚和西亚分布者各有 1 属，中国特有者仅 3 属。这些属类与本科主要分布情况，基本近似。所以本文取材虽以中国的属为主，必要时才引证非国产的属，但从进化观点分析，基本上可以初步代表全科的演化趋势。(参见表 1)

表 1 蔷薇科属的地理分布统计表

Table 1 The Geographical Distribution of Subfamilies and Genera of Rosaceae

亚科	属之总数	亚洲	中国	欧洲	北美	中南美	非洲	大洋洲
绣线菊亚科	21	9	8	4	6	7	0	0
蔷薇亚科	55	28	21	24	15	7	7	0
李亚科	10	10	9	5	5	1	3	0
苹果亚科	24	17	16	9	5	2	2	0
沙莓亚科	3	0	0	0	0	0	3	0
可可李亚科	13	0	0	0	1	7	5	2
地区合计	126	64	54	42	32	24	20	2

一、蔷薇科在被子植物中的位置

在被子植物中蔷薇科是一个较大的家族。根据化石的记载，蔷薇科植物起源于第三纪，从始新世后期(如绣线菊属和李属)到中新世后期(如山楂属、苹果属、蔷薇属)均陆续

有化石发现。蔷薇科植物花粉在渐新世以后各地均有发现。这样一个庞大而古老的家族,过去如何繁衍发展,在整个被子植物进化的系列中应该占着什么位置,各国植物分类学者也有很多不同看法。现在就世界上六个重要分类系统进行分析与比较,以求达到对本科的位置有一概括的认识,进而推论各亚科和各属的亲缘关系。(参见表2)

表2 蔷薇科在不同分类系统上的位置

Table 2 The Systematic Position and closely related families of Rosaceae according to different authors

作者	蔷薇科所占位置	近缘科目
边沁与虎克 1862, 1883 G. Bentham & J.D. Hooker	双子叶纲离瓣花亚纲、从毛茛目到畸形目共14系33目200科,第3系11目为蔷薇目	蔷薇目包括蔷薇科、牛栓藤科、豆科、虎耳草科、景天科、茅膏菜科、金缕梅科等8科
恩格勒与柏兰特 1887, 1909 A. Engler & K. Prantl	双子叶纲原始花被亚纲离瓣花区全部种子植物共分280科,蔷薇科列为126科	蔷薇科与悬铃木科、古罗梭马科、牛栓藤科、豆科等17科合为蔷薇目
柏施 1897, 1915 C. E. Bessey	有花植物门分为两纲,对生叶纲,从毛茛目演化至菊目共24目,蔷薇目列为第15目	蔷薇目包括蔷薇科、苹果科、李科、牛栓藤科、含羞草科、决明科、虎耳草科、海桐科、金缕梅科、木麻黄科等22科
哈钦逊 1926,1934,1969 J. Hutchinson	双子叶植物分为木本草本两大枝,木本植物分为54目,第6目蔷薇目起源于木兰目和五桠果目	蔷薇目包括蔷薇科、毒鼠子科和蜡梅科,一枝发展为云实科含羞草科、蝶形花科,另一枝发展成为金缕梅科及山毛榉科等
塔赫他间 1958,1969,1980 A. Takhtajan	双子叶纲分为7亚纲74目,开始于木兰目而终于菊目,第6亚纲第49目为蔷薇目	蔷薇目包括蔷薇科、沙莓科和可可李科,与五桠果目和虎耳草目最为接近
克朗奎斯 1965,1975,1981 A. Cronquist	有花植物分为两纲,木兰纲下分为六个亚纲,第五亚纲为蔷薇亚纲,包括18目,蔷薇目居首包括24科	蔷薇目包括蔷薇科、海桐科、八仙花科、景天科、虎耳草科、茶藨子科、沙莓科、可可李科等,紧接豆目包括含羞草科云实科和蝶形花科

从以上六个重要植物分类系统分析蔷薇科在被子植物中所占的位置,可以归纳为以下各点:

1. 蔷薇科在被子植物中是一个具有多型演化枝的主要支干之一。

2. 蔷薇科在演化系列中仍处于较为初级到中级的发展阶段。

3. 蔷薇科为属于蔷薇目的一个大科,但本目内容各家范围很不一致,少者只包括3科,多者包括20余科。

4. 蔷薇目的起源,多数学者主张来源于木兰目和五桠果目,近缘的目为豆目、桃金娘目、无患子目、卫矛目、鼠李目、金缕梅目等等。

5. 蔷薇科与五桠果科较为接近,由于后者具有离生心皮、周位花、种子无胚乳,两科有共同特性,可能来自共同起源。由蔷薇科向前演化,一方为豆科,特别与云实亚科最为接近,以后发展到含羞草亚科,进而到蝶形亚科。另一方为金缕梅科,由于后者花序较为密集并有向单性花发展的趋势,由此形成一些具有葇荑花序的各目科的先驱。牛栓藤科常

具有互生奇数羽状复叶和由离生心皮而成的蓇葖果，从外形上看近似蔷薇科与豆科的中间产物，但每一心皮具两个并立胚珠，种子常在基部有假种皮，是其特点。有人认为牛栓藤科与五桠果科为近缘，有人认为与无患子目漆树科为近缘，尚无定论。过去有人认为蔷薇科与虎耳草科为平行发展，由于后者花常 4—5 数，有 1—2 轮雄蕊，心皮 2—4（—7）基部连合，有多数胚珠，但现在虎耳草科已分化为多科，其中木本的绣球科、山梅花科、茶藨子科、鼠刺科与蔷薇科确有一定的连系，而与草本的虎耳草科相距较远了。

本科绝大多数为木本，但有少数为草本，叶片从单叶到复叶，多有托叶；花多两性、整齐、离瓣，极稀为单性或稍不整齐，从周位花到上位花，雄蕊多数、分离，极稀退化为 2 或 1，心皮 1 至多数分离或为各式连合；果实类型很多，高度分化，种子多无胚乳。这些特征说明本科具有很多原始性状，但也可以见到一些比较进化或特化的性状。在被子植物演化系列中，蔷薇科仍处于比较原始的阶段，但又为其他更高级的组合打下了基础。

二、科和亚科的划分与演化规律

蔷薇科 Rosaceeae 一名系 1770 年 Noel Joseph de Necker 创制，后来学者如 B. Jussieu (1789)，De Candolle(1825)，Bentham & Hooker(1865) 均沿用之。早期一般在科之下，复分为 6 个亚科，有的植物学者把亚科提到科的位置，就成了 6 个科了。但从植物系统发育上来看，蔷薇科是一个很自然的集群，在性状上有很多共同性，分成许多小科似乎是没有必要的。

区分亚科的主要根据是花托形状、花部位置、心皮和胚珠数目以及由心皮形成的多种多样的果实。

1. 绣线菊亚科 Spiraeoideae　花托平坦或稍下陷，周位花，心皮多为 5—2(1)，轮状排列，胚珠倒生 2 至多数，成熟时为蓇葖果稀为蒴果或瘦果。本亚科各属染色体基数为 8 或 9。

2. 蔷薇亚科 Rosoideae　花托形状多种，周位花，心皮多枚至 2 枚，离生，着生在突出或凹陷的花托上，胚珠倒生或直立 1—2 个；果实为瘦果或小核果状，常形成聚合果。本亚科各属染色体基数为 7，8，9。

3. 李亚科 Prunoideae　周位花，心皮 1 枚，极稀 2—5 枚，不与花托合生，花托膜质或草质不为肉质，胚珠倒生 1—2 枚；果实为核果。染色体基数为 8。

4. 苹果亚科 Maloideae　上位花，花托深陷，子房由 5—2 心皮组成，每 1 心皮具 2—1 或多数直生胚珠，在形成果实时，心皮常彼此合生且花萼下部与花托膨大的部分合生，形成假果，称为梨果。染色体基数为 17。

关于各亚科排列的次序，各书有不同的作法。大多数植物学家均把绣线菊亚科放在首位，因为蓇葖果，被认为在本科中最为原始。但有的植物学家把蔷薇亚科放在首位，认为蔷薇亚科的雌蕊雄蕊均多数离生，近似多心皮目的原始性状。甚至有的作者，把李亚科放在首位，因为具有单心皮和上位子房并形成核果。

从形态演化的观点来看，果实的最重要部分由心皮形成，有离生心皮和合生心皮两种类型。但在演化过程中，由于下位子房的发生和对于果实传播的各种不同的途径，花的其他部分也参与了果实的形成。一般认为蓇葖果是离生心皮果实的最原始类型，当成熟时

沿着心皮缝线裂开，放出心皮中含有的数个种子。瘦果起源于蓇葖果，以种子的减少或果皮向着不能主动开裂的方向变化而发展。而在蔷薇亚科中有些瘦果和花托起了进一步的变化，甚至形成小核果状。所以把绣线菊亚科列为本科的开始是比较合理的。

梨果是子房下位合生心皮，它的心皮相当于5个蓇葖果合生，当成熟时花托膨大变成肉质，形成了果体的大部分。在果实中梨果是明显的次生类型。果实特化的另一方向是核果的形成，果皮组织发生变异，分为不再开裂的内中外三层，同时种子数目大为减少。因此有些学者把李亚科放在全科之后，主要根据果实形态发展的这一特性。

近年由于细胞学的发展，对蔷薇科四个亚科的演化和排列有不同的看法（Sax 1930），认为苹果亚科染色体基数 x = 17，可能来源于绣线菊亚科 x = 8，9 与蔷薇亚科 x = 7，8，9 某些种类间杂交而形成的多倍体，已为许多植物学者所接受。但另有人指出（Gladkova 1972）苹果亚科的形成不一定经过亚科间杂交，因为在绣线菊亚科中 *Quillaja* x= 14 和 *Kageneckia* x = 17，特别是 *Lindleya* x = 17，该属在形态方面介于绣线菊亚科与苹果亚科之间。因此苹果亚科可能起源于绣线菊亚科这些属的异源多倍体。总之，目前趋势一般都把绣线菊亚科放在本科之首，而把苹果亚科放在全科之后。

此外在本科中还有两个亚科，不产于中国。现在均已独立成科列入蔷薇目中，此地简要的加以叙述。

5. 沙莓亚科 Neuradoideae 或沙莓科 Neuradaceae 花托杯状，下位花，心皮5—10连合着生在膨大的花托上，成熟时干燥如瘦果状。包括两属 *Naurada*, *Grielum* 产非洲沙漠地区。本亚科与蔷薇亚科为近缘，其不同处在其心皮基部相互连合并合生在花托上，而蔷薇亚科心皮均离生，不与花托合着，是其异点。x = 7。

6. 可可李亚科 Chrysobalanoideae 或可可李科 Chrysobalanaceae 本亚科有心皮1枚，结成核果与李亚科极为近似。惟花柱基生而非顶生，胚珠直生，花冠稍不整齐，与李亚科不同。产中南美热带地区，多常绿乔木或灌木，共13属约200种。本亚科最引人注意之处，在其核果近似李亚科，而花的结构近似豆科，如 *Acioa* 属具10—15雄蕊，花丝联合成带状偏于一侧，与豆科某些属的雄蕊相似。在被子植物进化系列中，多数学者一致认为豆目起源于蔷薇目，本亚科是重要线索之一。x = 10，11。

近年由于植物化学的发展，通过色层分析，发现蔷薇科各亚科及各族叶片组织中所含苯酚成分，质量表现颇不一致，可供形态分类对照参考。采用五种成分为标准，进行比较，即白花色素苷（Leucoanthocyanins）、黄酮醇（Flavonols）、咖啡酸、鞣花酸和阿魏酸。在绣线菊亚科中缺鞣花酸，有时缺阿魏酸；苹果亚科常缺鞣花酸及阿魏酸。蔷薇亚科各族不同，棣棠族缺咖啡酸、鞣花酸和阿魏酸；仙女木族缺白花色素苷、黄酮醇及阿魏酸；蔷薇族缺白花色素苷，有时缺阿魏酸；委陵菜族中五种成分俱全，但以黄酮醇最为丰富。而在李亚科中缺鞣花酸，有时亦缺阿魏酸。但在可可李亚科中特有杨梅酮（Myricetin），白翠雀宁（Leuco delphinidin），有时还有槲精（Quercetin）和白花色素（Leucocyanidin）与其他各亚科大不相同。因此有人主张将可可李亚科独立成科，现在不论分类学家和解剖学家都同意这一结论（E. C. Batc-Smith 1957）。

三、绣线菊亚科各属及其亲缘关系

根据恩格勒及柏兰特的植物自然分科志及其他各书所载，全世界所产绣线菊亚科约可分为 3 族 22 属，举我国所产的属名如下：1. 蓇葖果族 Spiraeeae：绣线菊属 *Spiraea*，鲜卑花属 *Siliraea*，假升麻属 *Aruncus*，绣线梅属 *Neillia*，风箱果属 *Physocarpus*，野珠兰属 *Stephanandra*，珍珠梅属 *Sorbaria*，此外 5 属产于北美，1属产于欧洲。2. 蒴果族 Quillaceae：白鹃梅属 *Exochorda*，其余 5 属均产中南美。3. 瘦果族 Holodisceae：*Holodiscus* 产北美。

为了明确各属的亲缘关系，首先检查一下作为分类根据的器官性状和形成过程，然后综合推论各属在演化系列的位置。

1. 心皮：在本亚科中心皮数目为 5—1，但以 5 个占优势。其中如绣线菊属、鲜卑花属、绣线梅属、野珠兰属等具有 5 个离生心皮，其他各属如珍珠梅属则具有 5 个基部合生的心皮，而在白鹃梅属 5 个心皮大部分连合成一整体。这样心皮数目从 5 简化为 2 或 1，从离生到基部合生发展到全部连合的情况，可以看作各属演化过程的重要指标之一。

2. 果实：本亚科各属的果实绝大多数以蓇葖果为主，但在不同属中开裂方式并不一致，较为原始的方式从腹缝开裂，例如绣线菊属、绣线梅属、珍珠梅属等，有些属稍有发展，从背腹两缝开裂，如鲜卑花属；风箱果属果实成熟时膨大如囊状，也从背腹两缝开裂。还有些属因为心皮连合成一整体，成熟时开展成为五裂蒴果，如白鹃梅属。此外在北美产的 *Holodiscus* 5 个离生心皮成熟时并不开裂而成为瘦果状。这些不同类型和不同开裂方式的果实，不仅是演化过程的良好标志，而且也可作为分类的重要特征。

3. 种子：在本亚科中每一心皮中的胚珠数目可从数个到 1—2 个，若为数个种子时，种子均细小扁平无翅，例如绣线菊属、珍珠梅属等，但如风箱果属、绣线梅属和野珠兰属的果实，随着种皮加厚和种子成为球形，种子数目也相应减少。而在白鹃梅属的蒴果中，每一心皮只具有 1—2 个带翅的大形种子。这样种子由多数变为少数，由细小变为膨大，由无翅到有翅的转变，也体现种子逐渐进化的演变过程。

4. 花序：本亚科各属除白鹃梅等属以外，一般花的直径均较小，花朵数目较多，集合成总状、伞房状、复伞房状或圆锥状花序。花序种类在同属中基本相同，但在较为发达的属中可以具有多种多样的花序，例如绣线菊属有圆锥花序、复伞房花序，也有简单的伞形伞房状和伞形总状花序；绣线梅属的花序多数为总状，但也有时为圆锥状。在被子植物中花序的演化趋势有两种类型：一般从单花发展到多花的复杂花序，但不少情况下，单生花或简单的花序也可能是由复杂花序简化而产生的次生现象。根据作者观察，蔷薇科各亚科的花序演化情况基本上应属于后者。

5. 花部：在本亚科各属中花的部分，包括花萼、花瓣、雄蕊和雌蕊，绝大多数均俱全，成为两性花和整齐花。但有些属的雌蕊或雄蕊有退化现象，形成单性花雌雄杂株或雌雄异株，例如假升麻属和鲜卑花属全部种类和绣线菊属的少数种类（S. bella Sims., S. purpurea Hand.-Mazz.），无疑这种由两性花变为单性花，可以认为是高度特化的结果。

6. 叶：本亚科各属的叶子，有为单叶者如绣线菊属、绣线梅属、白鹃梅属、风箱果属、野珠兰属等，有为羽状复叶者如珍珠梅属，也有为二回羽状复叶者如假升麻属。托叶常缺

如,仅在珍珠梅属、绣线梅属、野珠兰属和风箱果属具托叶,宿存或早落。

从以上性状特征分析看来,绣线菊亚科各属在心皮、果实和种子的演化方向上基本趋于一致,而在花序、花部、叶片和托叶方面则参差不齐。在生物界中演化往往不同时涉及所有器官,或遵循同一方向,一种器官可能前进,其他则停止不动或后退,这是一般的规律。设以心皮的分合为演化的基本特征,则在现存各属中当以绣线菊属为本亚科中最原始的类型,本属种类较多,变异性强,说明其在系统发育中具有悠久的历史和极大的可塑性,由此演化成为珍珠梅属、鲜卑花属、假升麻属,更进而为白鹃梅属。心皮从分离到连合,果实也从蓇葖果成为蒴果。设以心皮数目和种子构成为演化的另一基本特征,则也以绣线菊属为本亚科的最原始类型,珍珠梅属与鲜卑花属大致与绣线菊属相似,假升麻属进化为草本已有较高的发展;而到风箱果属、绣线梅属和野珠兰属则向另一方向发展,心皮和种子数目逐渐减少,种子结构变为复杂;更进而为白鹃梅属在五裂蒴果中形成了有翅的种子,从这些转化过程的深浅来比较,我们可以初步了解各属在系统发育上的亲缘远近关系。

四、蔷薇亚科各属及其亲缘关系

本亚科包括种类最多,分化也较复杂,全世界约分为以下 9 族 49 属,其中各族我国均产,下面列出各属名: 1. 鸡麻族 Rhodotypeae:鸡麻属 *Rhodotypus*。2. 棣棠族 Kerrieae: 棣棠属 *Kerria*, 另 1 属产北美。3. 蚊子草族 Filipenduleae: 蚊子草属 *Filipendula*。4. 悬钩子族 Rubieae: 悬钩子属 *Rubus*。5. 仙女木族 Dryadeae: 仙女木属 *Dryas*, 路边青属 *Geum*, 羽叶花属 *Acomastylis*, 无尾果属 *Coluria*, 林石草属 *Waldsteinia*, 太行花属 *Taihangia*, 尚有 7 属产于欧、亚、美、非各洲。6. 委陵菜族 Potentilleae:委陵菜属 *Potentilla*, 沼委陵菜属 *Comarum*, 蛇莓属 *Duchesnea*, 草莓属 *Fragaria*, 山莓草属 *Sibbaldia*, 地蔷薇属 *Chamaerhodos*, 另有 8 属产北美, 2 属产北半球温带。7. 蔷薇族 Roseae: 蔷薇属 *Rosa*。8. 地榆族 Sanguisorbeae: 地榆属 *Sanguisorba*, 龙芽草属 *Agrimonia*, 马蹄黄属 *Spenceria*, 羽衣草属 *Alchemilla*, 另有 1 属产南欧, 4 属产中南美, 4 属产非洲。9. 绵刺族 Cercocarpeae: 绵刺属 *Potaninia*, 另有 4 属产北美。

现在按照各族、属的主要性状及其形成过程加以分析,以推论各属在演化系列上的地位。

1. 花托: 本亚科中各属花托形状变化很大,例如在鸡麻族、棣棠族和蚊子草族的各属均具平坦或微凹的花托,而在委陵菜族各属和悬钩子族的花托均具有微凸或圆锥形花托,其中有些属在成熟时变为肉质稍微膨大;更进一步发展花托成为壶形或管状,在蔷薇属的花托成熟时变为肉质,其中多数心皮分离;而在地榆族各属的花托成壶形包围于瘦果之外永不脱落,显然后者比较前者更为特化。

2. 心皮: 本亚科中心皮数目变异较大,如鸡麻属、棣棠属和蚊子草属的心皮(4)5—10(—15), 而到地榆族各属则简化为 1, 从心皮排列情况与绣线菊亚科各属比较近似,但在悬钩子属、蔷薇属以及委陵菜族各属的心皮均多数,应系高度发展的结果。每一心皮中胚珠的数目,除鸡麻属、蚊子草属和悬钩子属等 3 属具 2 胚珠外,其余各属均仅具一胚珠;胚珠多数直生,少数下垂。

3. 果实：在本亚科中各属绝大多数为瘦果，成熟时干燥如种子状，但在仙女木属的瘦果上具宿存羽毛状花柱，极似毛茛科的铁线莲属，路边青属的瘦果具长硬钩状果喙，龙芽草属的瘦果包藏在有刺的萼筒内，地榆属的瘦果包藏在有棱角的萼筒内，这显然是为了便于种子利用风力或动物传播而特化的结构。此外有些属心皮成熟时外壁肉质，内壁骨质，成小核果状，例如悬钩子属和鸡麻属，也有利于鸟兽啄食，传播种子。

4. 花部：本亚科中绝大多数属的花均整齐且为两性，萼片，花瓣各为 5 枚，雄蕊雌蕊均多数，仅在鸡麻属花萼花瓣各为 4 枚，地蔷薇属的雌雄蕊已减少为 4—5，地榆族各属的花部均有减少，绵刺属的花部均为 3，地榆属和羽衣草属的萼片为 4，花瓣缺如，雌雄蕊均减少为4—1，有时雄蕊或雌蕊不发育，形成了单性花雌雄杂株。这种花被数目的减少和由两性花变为单性花的情况，无疑是高度特化的结果。本亚科最近发现之太行花属也有由两性花变为单性花的趋势；但其染色体基数 $2x(x=7)$ 与其近缘各属相比，路边青属为 $6x$，$10x$，$12x(x=7)$，无尾果属为 $6x$，$8x(x=7)$，林石草属 $2x$，$6x(x=7)$，而木本的仙女木属 $2x(x=9)$，从染色体二倍体情况看，说明太行花属在仙女木族处于比较原始的地位，而与仙女木属亲缘关系较远。

5. 花序：在本亚科各属无限花序和有限花序均具备，有时在同一属中可以出现数种类型的花序，如蔷薇属有单花，有伞房花序，也有圆锥花序；悬钩子属有单花，有总状花序，也有圆锥花序。最特殊者为地榆属的花被不发达，但花朵密集成穗状或头状花序，同样也可起到促进虫媒的作用。

6. 叶：在本亚科中叶子，除鸡麻属为对生外，绝大多数为互生，单叶、掌状复叶或羽状复叶。在较为发达的属，如蔷薇属、悬钩子属和委陵菜属等可以见到不同类型的叶。叶型的变化在各族各属间看不出显明关系，但在同一属中似为种的进化的一种标帜。

综合以上各点特征可以认为在蔷薇亚科中当以鸡麻属、棣棠属和蚊子草属比较原始，从花托形状与心皮数目等特征看，这三属与前述的绣线菊亚科有一定的关系。本亚科的高度发展为花托形成壶形或管状，在蔷薇属花托发育成为肉质，内具多数离生的瘦果；而在地榆族中则仅有 1 枚瘦果包围在筒状花托中，马蹄黄属和龙芽草属的心皮数目已渐减少，绵刺属的花萼、花瓣和雄蕊均已简化为 3，心皮为 1；最后演化到地榆属和羽衣草属只有花被一轮，花瓣常缺如，雄雌蕊数目同时减少，有时雄蕊或雌蕊不发育形成单性花，这似乎已达到本亚科演化的顶点。

五、李亚科各属及其亲缘关系

本亚科分族与分属的作法各国学者颇不一致特别是李属，有人作为一属，有人分为 7 属，作 1 属时则其他 6 属均作为亚属处理。作者认为便于利用，仍采取小属命名。我国所产各属，暂作如下分族：1. 李族 Pruneae：李属 *Prunus*，杏属，*Armeniaca* 桃属 *Amygdalus*，樱桃属 *Cerasus*。2. 稠李族 Padeae：稠李属 *Padus*，桂樱属 *Laurocerasus*，臀果木属 *Pygeum*。3. 扁核木族 Prinsepieae：扁核木属 *Prinsepia*，4. 臭樱族 Maddenieae：臭樱属 *Maddenia*。

据植物化学方面分析纪录（E. C. Bate-Smith 1961）广义的李属均有白花素苷(花色甙 Leucoanthocyanin)，黄酮醇和羟基肉桂酸，但在各亚属中苯酚成分质量颇有变化。如

在李亚属叶片均有白花色素苷,阿魏酸微量,芥子酸罕见; 杏亚属白花素苷转变为花色素(Anthocyanidin), 有时出现毛地黄黄酮 (luteolin); 桃亚属无白花素苷,而在果实中含有苯乙醇晴甙即扁桃甙 (Amygdalin) 为其特点; 樱桃亚属苯酚成分颇有变化, 有时成为柯因(Chrysin), 柚木柯因 (Tectochrysin), 樱花亭 (Sakuranetin), 李亭 (Prunetin) 和异黄酮(Isoflavone), 有时出现肉桂酸、苯甲酸和香豆素; 稠李亚属常有浓厚的苯酚成分, 但无其他次生物质,桂樱亚属常有香草酸,与其他亚属成分不同。从以上六个亚属化学成分的特性衡量,说明本文把广义的李属划分为六属,不仅为应用方便,也有一定的物质基础。

兹分析各属的主要特征及其相关价值如下:

1. 果实: 本亚科各属均为单心皮形成的核果, 而在北美产的 *Osmaronia* 则具有 5 个心皮形成 5 个核果排列成一轮,反映本亚科与绣线菊亚科在系统发育上存在一定的联系。在果实中的核为由内果皮形成,核的形状与表面结构有高度发展,可以成为分属、分种,有时分别品种的良好标帜之一。

2. 花序: 本亚科各属花序颇多变异,有为多花的总状花序或伞房花序, 如稠李属、桂樱属、臀果木属、和臭樱属,而在扁核木属和樱桃属的花序从少数花朵腋生到总状花序,至于李属、杏属和桃属常为 1—2 花稀 3 花在叶腋丛生。 这种从复杂花序趋向简单花序, 和从小花变大花的演化过程,与后面苹果亚科各属有相同的趋势。

3. 花部: 本亚科各属花部数目也有变化,萼片和花瓣多数为 5, 但在臀果木属和臭樱属的萼片常成倍增加,而花瓣退化; 各属的雄蕊多为 5 的倍数, 雌蕊 1 或 2, 稀 5, 但在臭樱属有时雄蕊或雌蕊机能退化而形成杂性花雌雄异株。 臀果木属的花瓣与萼片均小形,有时不易分清,果实常呈横向长圆形核果, 与桂樱属具有 5 个明显的萼片与花瓣, 核果常直立的情况,大不相同。因此本文不同意有些学者将两属合并为一属的作法。

4. 叶: 本亚科各属均为单叶互生,但叶片有为全缘者如臀果木属和 *Osmaronia*, 其余各属多数具有显明锯齿。但有些属的幼叶卷迭式显著不同, 如李属与杏属为席卷状卷迭式,而桃属与樱桃属为对折状卷迭式。

综合以上各点,可见李亚科各属中 *Osmaronia* 似仍处于较为原始的地位,可能由之演化为臀果木属和臭樱属, 更进而形成扁核木属和稠李属和桂樱属, 与此同时花序逐步简化,花朵逐步增大,从樱桃属、李属、杏属到桃属,核果结构有高度发展,到达了本亚科的顶点。

六、苹果亚科各属及其亲缘关系

本亚科全世界共有 23 属,产于我国者 16 属,作者初步划分为以下 5 族: 1. 牛筋条族 Dichotomantheae: 牛筋条属 *Dichotomanthus*。 2. 栒子族 Cotoneastereae: 栒子属 *Cotoneaster*, 火棘属 *Pyracantha*, 山楂属 *Crataegus*, 小石积属 *Osteomeles* 均产于我国, 波斯山楂属 *Mespilus* 产于欧洲, 另一属产于墨西哥。 3. 石楠族 Photinieae: 红果树属 *Stranvaesia*, 石楠属 *Photinia*, 枇杷属 *Eriobotrya*, 石斑木属 *Rhaphiolepis*。 4. 梨族 Pyrieae: 花楸属 *Sorbus*, 梨属 *Pyrus* 苹果属 *Malus*, 唐棣属 *Amelanchier* 均产我国。另三属产北美。5. 榅桲族 Cydonieae: 榅桲属 *Cydonia*, 木瓜属 *Chaenomeles*, 移㭎属 *Docynia*。

兹按照区分各属的主要性状及其形成过程,分析推断各属在系统发育上的地位。

1. 心皮：如前所述，从心皮数目与结构上推测苹果亚科与绣线菊亚科有一定的渊源。本亚科心皮数多为5，但有不少属已简化为2—3，极少数为1，例如山楂属的一部分和牛筋条属仅有1心皮，牛筋条属前人曾列李亚科，花和果的性状介于李亚科和苹果亚科之间，但果期更近似苹果亚科。由于牛筋条属的心皮着生在萼筒基部，成熟时与肉质萼筒分离如小核果状，而山楂属心皮（1）2—5，全部或大部分与萼筒合生，成熟时呈小梨果状，两者完全不同，因此，本文将牛筋条属列在苹果亚科的前首。本亚科的心皮大部分或全部与花托连合，因此形成半下位子房或下位子房。前者应该认为比较原始而后者比较进步。除栒子属、石楠属、枇杷属、红果树属等四属以及山楂属和花楸属的部分种类外，其余各属均具有下位子房。心皮顶端的花柱有些属全部离生，有些属基部合生，极少数合生到中部以上，这些性状表示心皮连合的逐步发展过程。

2. 果实：在本亚科中果实的大部分由花托膨大而成，但心皮在成熟时有些为软骨质，内含种子1—2枚，即普通所称的梨果，例如花楸属、石楠属、枇杷属等多属；有若干属的心皮木质化成为坚硬骨质如小核状，即普通所称的核果状浆果，例如山楂属、火棘属、栒子属和小石积属等，无疑，梨果应该被认为比核果状浆果更为原始，而后者是为了便于种子传播而进一步发展的结果。从横断面观察，果实子房室的数目常与心皮同数，但也有个别属在成熟后期形成假隔膜，从而子房室数可二倍于心皮数，每室具1种子，例如唐棣属。萼片在果实成熟时有些脱落，有些宿存；全部脱落的只见于下位子房，但宿存的则与子房位置没有显明联系。

3. 种子：本亚科每1心皮的胚珠数目均为2枚，但有少数属如山楂属、小石积属、石斑木属的成熟果实，每1心皮只有1种子，另1胚珠已经退化。也有的属如移𣏾属、榅桲属、木瓜属的胚珠数目增加到3至多数，到成熟时每1心皮具有3至多数种子。后者的情况应该认为是演化的结果而非原始性状。

4. 花序：本亚科的花序演化方式仍然和绣线菊亚科相似，有由复杂变为简单的趋势。在比较原始的属，如花楸属、红果树属、石楠属等，花朵直径较小，多为复伞房状到圆锥状花序，而在比较进化的属，如苹果属、梨属、木瓜属、榅桲属、移𣏾属等，花直径较大，花序多为伞形总状、伞形或单生。与花序简化的同时，花朵直径加大，成为反相关。这种相关性的形成是为了引诱昆虫保证授粉的一个最重要的适应，在系统进化上有重要意义。

5. 叶：在本亚科各属中，大多数为单叶互生，少数为复叶；但也有少数属在同一属中单叶和复叶同时存在，例如花楸属。叶边多数具有显明锯齿或缺刻，但少数属叶边全缘，后者例如栒子属和榅桲属。叶片生长期也不一致，多数的属冬季凋落，少数属常绿或半常绿。常绿的属有火棘属、红果树属、枇杷属、石斑木属、移𣏾属和栒子属的一部分。叶的性状主要决定于历史的和当代的生态环境，同一属中甚至同一种类也有变异，在演化上应被认为次要的。

综合以上各点来看，本亚科各属当以牛筋条属最为原始，而在五心皮的各属又以红果树属较为原始，因其具有复伞房花序、半下位子房，花柱虽合生但5枚心皮到成熟时从顶部开裂，反映了如绣线菊亚科蓇葖果的原始性状。其次占据本亚科的较为原始的中心地位的属为花楸属。这一分布广泛的大属，叶型多种多样，叶边从全缘、锯齿到深裂，花序呈复伞房状，心皮数目为5—2，部分或全部与花托连合，子房半下位到下位，果实形状多种，

顶端萼片宿存或脱落，5—2 室，每室含 2—1 种子。这种高度变异性反应本属较为原始并具有演化为其他各属的可能性。

继花楸属之后，当为具有复伞房花序，3—2 心皮、半下位子房、内果皮呈角质的石楠属；次为具有圆锥花序，5—2 心皮，下位子房内果皮为革质的枇杷属；还有花序为总状稀圆锥状，3—2 心皮，下位子房，果实具脱落萼片的石斑木属。

在本亚科中另一发展方向为心皮木化为硬骨质，果实成熟时如小核果状。其中当以栒子属占着重要地位，种类既多，分布区广，植株习性因生态环境不同变异很大，有直立乔木、灌木，也有匍匐矮生灌木，花序从复聚伞状逐步简化为聚伞状到单生花，心皮 5—2，子房半下位，果实含 5—2 小核，少数种类小核愈合为一体。与栒子属最接近的属为具有 5 心皮多刺常绿的火棘属；具有 5 心皮下位子房和羽状复叶的小石积属，和具有 5—1 心皮，下位或半下位子房，落叶多刺的山楂属。花序简化之后成为单生者仅有波斯山楂属，具大形的花朵和果实，5心皮全部连合，子房下位形成 5 小核，每室 2 种子。

从此向前演化，花序逐步简化为伞形总状至单生花的有苹果属、梨属和唐棣属。三属均具有 5—2 心皮和下位子房，惟花柱离生或基部合生稍有差异，果实内石细胞多少有别；而唐棣属的果实在成熟时发生假隔膜，形成 6—10 室，每室具 1 种子的果实。继苹果属之后发展成为每一心皮具有 3—10 个胚珠的移㭎属和具有多数胚珠而大形果实的榅桲属和木瓜属。这三属在形态上很多相似，亲缘较近，有如苹果属、梨属与花楸属等三属之间的连系情况。

总的看来，苹果亚科各属的界限确不及绣线菊亚科和蔷薇亚科各属为明确，系统进化的步骤也比较难于追踪。早期分类学者常把 *Pyrus*, *Malus*, *Aronia* 和 *Sorbus* 均合称 *Pyrus*，将 *Cydonia* 与 *Chaenomeles* 合称 *Cydonia*，这种意见至今仍有不少植物学者坚持，不是没有理由的。再加之本亚科中有不少的属，属间种间杂交很易成功，如 × *Sorbopyrus* (Pyrus×Sorbus)，×*Amelosorbus* (Amelanchier×Sorbus)，×*Pyronia*(Cydonia×Pyru)，×*Pyracomeles*(Pyracantha×Osteomeles) 相互嫁接也易于成活。根据细胞学研究，苹果亚科各属的染色体基数均为 $x = 17$，说明亲缘关系十分接近。又在栒子属和山楂属等属多倍体现象和无融合生殖也是普遍存在的。因此本亚科各属的划分与种的范围如何确定，仍然是须待今后分类学者深入研究的问题。从生物演化观点分析，这是繁衍杂交高度发展的必然结果。

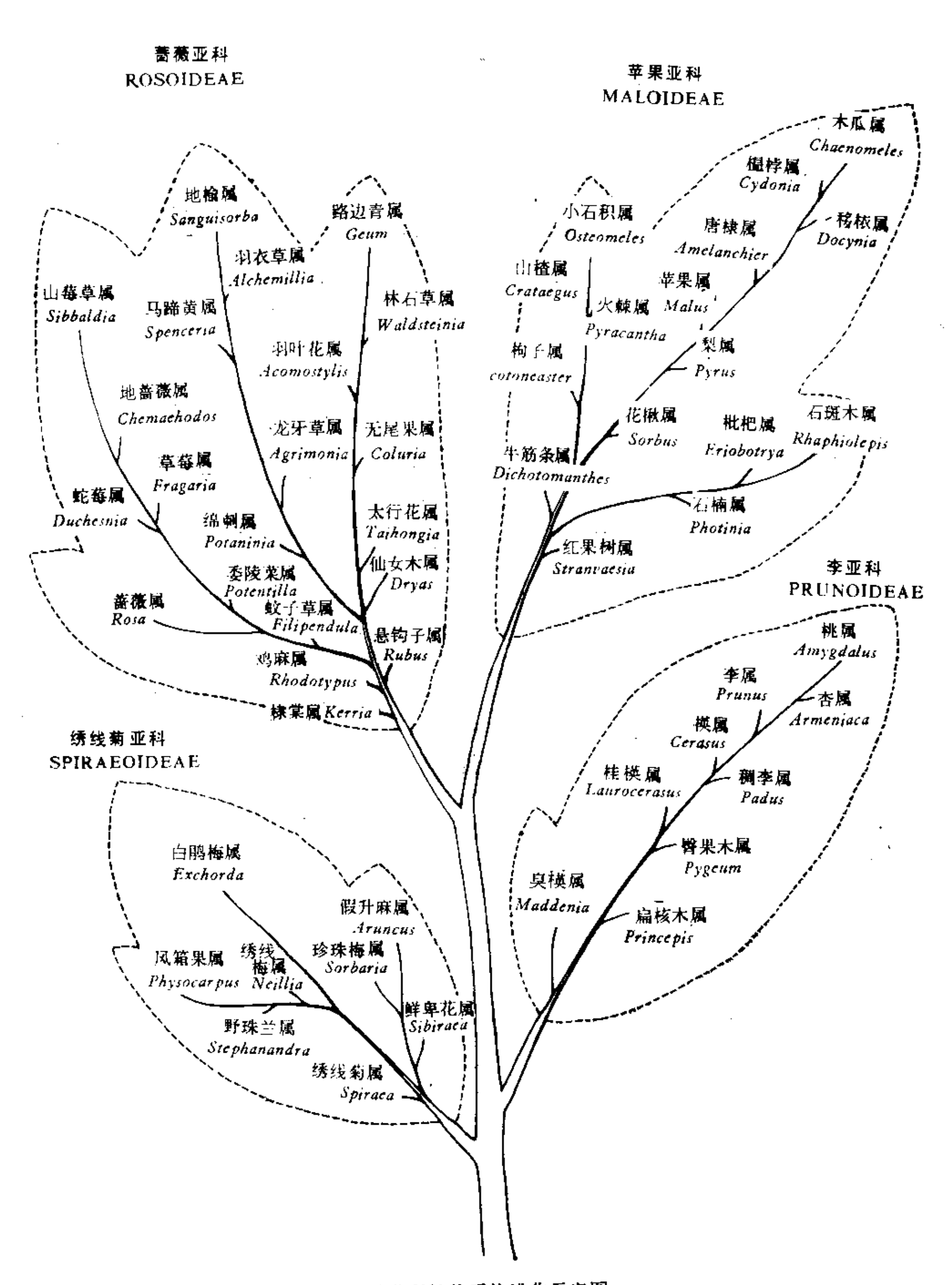
七、蔷薇科系统进化的总趋向

从以上四个亚科各属的亲缘关系综合比较，可见不同亚科各有不同的发展趋势，但也有若干共同规律可循。

首先应该指出的为蔷薇科起源于木兰目，木本种类至今仍占着绝对优势，例如在绣线菊亚科仅有一属草本植物，蔷薇亚科有若干草本属，都是由其近缘的木本各属演化发展而来。

蔷薇科在全部被子植物进化系统中，似乎处于初级到中级的阶段，植物体各部分均正在变化发展，而在演化过程中最为活跃的器官显然是心皮、果实和花序。

最原始的类型，心皮为 5 个离生，以此为基础在数目上或简为 2—1，或增加为 10 个



蔷薇科植物系统进化示意图

Diagram showing the probable path of evolution of the Rosaceae

以上;在结合方式上,从全部离生,通过基部合生到全部愈合;在着生位置上,多数位于花托上方形成周位花,但花托形状有种种变化,有若干属的心皮包围在壶形花托内,或与花托全部愈合形成上位花,具有半下位或下位子房。

随着心皮的发展,形成多种多样的果实:最原始的类型为蓇葖果,在不同属中具有不同的开裂方式;进一步发展成为不开裂的瘦果,在不同属中,瘦果具有不同的果皮或多样的附属物,以利于广泛传播。有时瘦果生于肉质花托之上或包围在肉质花托之中;有时数个心皮与花托全部愈合,当成熟时花托变为肉质形成梨果;有时心皮外部变为肉质,多数集在凸起的花托上形成聚合果。果实发展的另一方向,心皮多单生,组织分化为内中外三层,内层木质,中外层为肉质,形成了核果。不论是肥厚的花托或发达的果肉,果皮多具有艳丽的色泽,芬芳的香味,以及丰富的糖分、果酸和维生素等等,可供动物食用有助于种子传播。

本科中各种花序均具备:无限花序中从总状、伞形、伞房到复伞房和圆锥状,有限花序中从单生、聚伞到复聚伞花序均可见到。但在各属系统进化过程中,多数是从复杂的多花花序向简单的少花花序演变,最后形成单花;与花数减少的同时,花朵逐渐增大,具有美丽的花瓣以引诱昆虫,保证了授粉结实的作用。另一发展方向,若花被退化成为单被花时则多花密集成为头状或穗状花序,与此同时雄蕊雌蕊也发生特化形成单性花,多数为杂性异株,对于异花受粉也起到一定的促进作用。

以上是仅从花和果两方面,总结本科各属在演化方面的主要趋向(参看附图)。蔷薇科植物种类繁庶,广泛分布在全世界各地,这也是重要原因之一。

当今在果树园艺中,落叶果树 80% 以上属于蔷薇科植物,在花卉园艺中本科也有不少具有高度观赏价值的乔灌木:这正是人类利用自然演化的灿烂成果。今后更进一步深入了解和掌握自然的发展规律,对于改进园艺产品,扩大栽培种类和提高产品质量,正大有广阔的前途。

达尔文在《物种起源》的最后结语中指出,"我们的分类将成为,尽可能使之成为生物的系谱,那时将真正显示出所谓创造的计划了。当分类学有了确定目的之时,它的法则将趋于简单。我们必须用长期遗传下来的各种性状去发现和探索自然系谱上的许多分歧和线索。"

本文只从一个科中的各属特征,溯本追踪,推测植物进化的历史过程。个人见闻有限,错误在所难免,敬请国内外专家给予指正,实所欣感。

主 要 参 考 文 献

[1] Bate-Smith, E. C., 1957: Plant Phenolics as Taxonomic Guides in Procc. Linn. Soc., London, 169: 198—211.

[2] Bate-Smith E. C., 1961: Chromatography and Taxonomy in the Rosaceae *in Journ. Linn. Soc.,* London, 370: 39—54.

[3] Cronquist, A., Takhtajan, A. and Zimmermann, W. 1966: On the higher Taxa of Embryobionta, Taxon 15: 129—134.

[4] Cronquist, A., 1981: The System of Classification of Flowering Plants.

[5] Darwin C., 1859: On the Origin of Species, London.

[6] Hutchinson J., 1964: The Genera of Flowering Plants, Oxford at the Clarendon Press.
[7] Hutchinson J., 1969: Evolution and Phylogeny of Flowering Plants, London and New York.
[8] Melchior H., 1964: in A. Engler's Syllabus Der Pflanzenfamilien II Band. Berlin-Nikolassee.
[9] Takhtajan A. L., 1969: Flowering Plants: Origin and Dispersal, Edinburgh.

ORIGIN AND EVOLUTION OF ROSACEAE

YÜ TE-TSUN

(Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing)

Abstract Rosaceae, consisting of about 126 genera and 3200 species, is widely distributed in warm temperate and subtropical regions of the Northern Hemisphere, while more than half of the genera are Asiatic and more then 80% of the total number of Asiatic occur in China (Table 1). In this paper, the origin and evolution of Chinese genera is discussed mainly. The principal tendency of the whole family is also described from the point of view of evolution.

First of all, the systematic position of Rosaceae in Angiospermae is reviewed. According to the records of paleobotany, rosaceous plants occurred first in the Tertiary, from the early period of Eocene (genera such as *Spiraea* and *Prunus*) to the late period of Miocene (e.g. *Crataegus, Malus and Rosa*). They have quite a long history in geological data. Where has this big and old family originated and what steps does it stand in the long course of evolution of flowering plants? There are several opinions and explanations by different authors. In this paper, a general survey of the six prevailing classical systems (Table 2) is made to give a brief idea of the position of this family in the Angiospermae and of the relationships between the subfamilies and also the relationships between different genera in each subfamily. At the end of this paper, an attempt is made to analyse and sum up the major evolutionary tendency of the whole family.

As generally condidered, Rosaceae originated from Magnoliales, and woody plants of the family still hold a dominant position. For instance, subfamily Spiraeoideae consists of only one herbaceous genus (i.e., *Aruncus*) and subfamily Rosoideae only a few herbaceous genera. All of these herbaceous genera are derived from the closely related woody genera of the same subfamily.

In the course of evolution of Angiospermae, Rosaceae stands at the initial to the middle stages of development. All parts of plant body in this family are at the changing and developing stages, with carpels, fruits and inflorescences being the most active.

The primitive types in this family, such as the members of subfamily Spiraeoideae, usually have 5 and free carpels, the number of which are either reduced to 2—1 or increased to 10—numerous. They have different levels of union and are either completely free from each other or coherent at base. The carpels usually occur on the upper part of

This paper was presented at a symposium in commemoration of the centenary of the death of Dr. Charles Darwin in Beijing.

the receptacle, because the shapes of receptacle are variable, sometimes disk-shaped, cup-shaped, tube-shaped or even bottle-shaped. In the last case carpels grow inside the receptacle. Thus the position of carpels has changed from superior to inferior through half-superior.

In accordance with the development of the carpels, various kinds of fruits are produced. The primitive types of fruit are follicles, with dry, dehiscent carpels opened along different sutures. The next step, the carpels have developed into an indehiscent, 1-celled and 1-seeded fruit, the so-called achene. In different genera, the achenes have different coat types and appendages to facilitate dispersing the seeds. Some of the achenes grow upon the fleshy receptacle (like strawberry) and some of them inside the fleshy receptacle (like rose). Sometimes a few carpels are united with the receptacle and develop into a pome (like apple and pear). Another direction of the fruit development is the single carpel with fleshy exocarp and mesocarp, and a bony endocarp, then becoming a drupe (like peach and plum).

In addition to fleshy receptacle of thickened fruit coats, they usually have showy colour, fragrant smell and also plenty of sugars, acids, vitamins, etc. which are edible and attract animals and human beings to assist the dispersion of seeds.

In this family, there are various types of flower arrangements, both indefinite inflorescences including raceme, umbel, corymb and panicle, and the definite inflorescence, such as solitary flower, cyme and compound cyme. In the evolution course, they tend to change mostly from multiflowered compound inflorescence towards few-flowered simple inflorescence, and finally becoming a solitary flower: simultaneously with the decreasing of number of flowers on the inflorescence, the increasing of size of petals, which become very showy for attraction of insects so as to guarantee pollination and fertilization of the plants concerned. Another tendency, if the bisexual flowers change to unisexual, either monoecious- or dioecious-polygamous, then they form a dense spike which is beneficial to cross pollination. The abundance, diversity, and wide range of distribution of the species and genera of Rosaceae are considered mainly resulted from their highly developed reproductive organs.

Key words Rosaceae; origin; evolution